

УДК 574.4. 581.524. 591.9(252.51). 591.9(253)

А. В. Жуков¹, О. Н. Кунах², Е. В. Прокопенко³, Ю. А. Балюк²

¹Дніпропетровський державний аграрний університет, ²Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, ³Донецький національний університет

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ОРГАНИЗАЦИЯ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ БАЙРАКА ЯЦЕВ ЯР

Показано, що характеристики екологічної структури надають основу для встановлення індексів екологічного та таксономічного різноманіття та організації. Різноманіття формує передумову для організаційних процесів в угрупованні. Факторами, що визначають організацію угруповання, є внутрішньосистемні взаємодії та вплив зовнішнього середовища.

A. V. Zhukov¹, O. N. Kunakh², E. V. Prokopenko³, Y. A. Balyuk²

¹Dnipropetrovsk State Agricultural University,
²Oles' Gonchar Dnipropetrovsk National University, ³Donetsk National University

ECOLOGICAL DIVERSITY AND ORGANISATION OF THE ANIMAL COMMUNITY OF THE YATSEV YAR RAVINE

Characteristics of the ecological structure are shown to be a basis for assessing the indices of the ecological and taxonomic diversity and organisation. The diversity is a condition of the organisation processes in the community. The factors determining the community organisation are internal system interactions and environmental impact.

Введение

Соотношение экоморф в сообществе составляет его экологическую структуру. Экологическая структура в строгом смысле, в отличие от таксономической структуры, не является иерархической. Какой-либо из способов экологического разбиения целого (в данном случае – сообщества) на части (экоморфы) не имеет приоритета по отношению к остальным. Однако иерархический способ представления экологической структуры позволяет сравнивать ее с другими типами структур, в том числе с таксономической структурой.

Экологические характеристики видов животных позволяют установить отношения различия – подобия между ними. Очевидно, что максимальное количество разнообразия сообщества определяется числом экземпляров живых организмов, которые это сообщество составляют. Такое разнообразие можно определить как индивидуальное. Если существует способ различить каждый экземпляр, то в таком случае энтропия сообщества, которая может рассматриваться как мера его разнообразия, будет равна $\log_2 N$, где N – число различимых экземпляров.

Невозможность установить различие между экземплярами или подобие снижает разнообразие. Если мы устанавливаем принадлежность некоторого экземпляра животного к определенному виду, то таким образом мы отличаем этот экземпляр от других, которые к определенному виду не относятся, и называем его подобным тем, которые

относятся к этому виду. Когда речь идет о различиях видового уровня, то максимальная энтропия сообщества (разнообразие) будет равна $\log_2 S$, где S – число видов в сообществе. Очевидно, что $\log_2 N \geq \log_2 S$. Равенство выполняется тогда, когда в сообщество входят только виды с единичной численностью. Разнообразие, которое возникает при различении экземпляров, относящихся к разным видам, является видовым разнообразием. Разнообразие возникает тогда, когда возникают отношения различия – подобия между объектами окружающего мира. Отношения различия – подобия в экологическом аспекте порождают экологическое разнообразие.

В зависимости от критерия, по которому устанавливаются отношения различия – подобия, может возникать разнообразие таксономическое, генетическое, биохимическое, физиологическое, этологическое и т. д.

Экологическая структура сообщества может быть охарактеризована графически в виде дендрограмм экологического разнообразия. Графическое отображение точно описывает отношения различия – подобия между видами сообщества. Однако такой способ отражения разнообразия является по существу *качественным*, который дает общее представление о сложности сообщества. Каждому графическому образу может быть сопоставлено некоторое число, которое является *количественной* мерой экологического разнообразия.

Материал и методы исследований

Таксономическая и экологическая структура герпетобионтов байрака Яцев Яр охарактеризована в другой статье настоящего сборника, где приведено описание способа сбора материалов и пробных площадей.

Для оценки таксономического разнообразия предложено два подхода: концепция адаптивной радиации и информационная мера разнообразия [2]. Авторы этой работы утверждают, что суть первой концепции состоит в ограничении числа адаптаций в пределах одного адаптивного типа, в связи с чем повышение ранга таксона сопровождается, как правило, более четкой дифференциацией экологических ниш (функциональной специализацией) [2]. Таким образом, сообщество из трех видов одного рода имеет меньшее разнообразие, чем сообщество из трех видов, но которые относятся к разным семействам. Эта идея четко прослеживается в работе Pielou [9] и многих других авторов.

Для количественной характеристики таксономического разнообразия предложено, по аналогии с видовым разнообразием, использовать информационную меру [2]. При этом авторы предлагают отказаться от учета показателей обилия для вычисления меры таксономического разнообразия. Мера имеет вид:

$$H_t = - \sum_{i=1}^S p_i * \log_2(p_i),$$

где p_i – доля таксона i -го ранга, в качестве суммы таксонов наравне суммируется число видов, родов и т. д. до самого высокого ранга таксона, включенного в рассмотрение. В монографии И. Г. Емельянова [1] этот индекс включен в вычисление структурной сложности сообщества:

$$C = (H_t * \frac{1}{N} * \sum_{i=1}^N H_i)^{1/2},$$

где H_t – показатель таксономического разнообразия, H_i – показатель видовой насыщенности (видового разнообразия) i -го таксономического уровня, N – число анализируемых уровней.

Были предприняты попытки учесть в явном виде дополнительную информацию при количественном измерении биологической сложности системы. Квадратичная энтропия, впервые предложенная Rao [10], включает информацию о различиях между видами:

$$Q = 2 * \sum_{i>j=1}^s d_{ij} * p_i * p_j,$$

где d_{ij} представляет различие между видами i и j [10; 11; 13; 15]. В большинстве случаев применения квадратической энтропии d_{ij} определяется как таксономическое расстояние [3–5; 7; 13–15].

Предложено четыре индекса таксономического разнообразия, учитывающие «взвешенные» таксономические различия между видами [3; 4; 14; 15]. Первые два, называемые таксономическим разнообразием (Δ) и таксономическим различием (Δ^*), являются естественным развитием индекса разнообразия Симпсона, при вычислении которого учитывается обилие видов. Два других индекса измеряют среднее значение и вариацию таксономических различий (Δ^+ и Λ^+ соответственно) и имеют дело с представлением данных в форме присутствие/отсутствие. Комбинация двух последних индексов обеспечивает статистически робастное заключение о таксономической близости в пределах комплекса живых организмов [16]. Эти четыре индекса являются независимыми от размеров выборки, несмещенными, соотносятся с функциональным разнообразием и чувствительны к воздействиям окружающей среды на сообщество [3; 4; 12; 14–17].

Индекс таксономического разнообразия Δ может рассматриваться как генерализация индекса Симпсона, который включает элементы таксономического характера, в то время как индекс Δ^* является мерой таксономического различия. Оба могут включать информацию по обилию видов [14].

Если данные представлены в формате присутствие/отсутствие видов, то Δ и Δ^* совпадают со средним таксономическим различием (Δ^+) [3; 15] и могут быть вычислены по формуле:

$$\Delta^+ = 2 * \frac{\sum \sum_{i<j} w_{ij}}{S(S-1)}, \quad \varpi = 2 * \frac{\sum \sum_{i<j} w_{ij}}{S(S-1)},$$

где S – видовое богатство и w_{ij} – мера таксономического различия, заданная длиной пути, который связывает виды i и j в иерархической классификации. Несколько позже был предложен новый индекс, основанный на выравнивании распределения таксонов в пределах таксономического древа. Этот индекс называется «вариацией таксономического различия» и может быть представлен следующим образом:

$$\Lambda^+ = 2 * \frac{\sum \sum_{i<j} (w_{ij} - \varpi)^2}{S(S-1)} = 2 * \frac{\sum \sum_{i<j} w_{ij}^2}{S(S-1)} - \varpi^2,$$

Когда виды расположены в соответствии с таксономической иерархией на основании линейской классификации в типы, классы, отряды, семейства, роды и виды, то среднее таксономическое различие (Δ^+) есть просто среднее число шагов, которое нужно пройти для того, чтобы достичь таксономического ранга, общего для двух видов, вычисленное для всех возможных пар видов в сообществе [3; 14]. Таким образом, если два вида принадлежат к одному роду, то нужно пройти один шаг, для достижения общего узла в таксономическом иерархическом древе. Если виды принадлежат к разным родам, но одному семейству, то потребуется два шага (шаг вид – род и шаг род – семейство) и так далее. Из всех полученных таким путем чисел по всем парам видов нужно найти среднее значение. Длина шагов стандартизирована таким образом, что различие двух видов, связанных на самом верхнем таксономическом уровне, установлена

равной 1 [4]. Значение индекса Δ^+ изменяется в пределах от 0 до 1 и является положительным числом. Если Δ^+ является средней длиной связей между видами в таксономическом древе, то Δ^+ является дисперсией этих парных длин связи и может рассматриваться как индекс сложности иерархического древа.

К. Shimatani [13] изучил статистические свойства квадратической энтропии и ее поведение при оценке окружающей среды с применением матриц таксономических и генетических расстояний. Было показано, что квадратическая энтропия является суммой индексов Симпсона на всех таксономических уровнях.

Дополнительная информация может быть получена через оценку компонент квадратической энтропии. Индивидуальный вклад каждого вида оценивается путем анализа соответствующего вектора, который представляет собой отношение суммы расстояний от данного вида к общей сумме матрицы расстояний. Кроме того, квадратическая энтропия может быть разделена таким образом, что одной из ее компонент будет видовое различие Q^+ , которое эквивалентно показателю Δ^+ . Другими компонентами квадратической энтропии являются индекс Симпсона S и фактор баланса B :

$$B = -(S * Q^+ - Q).$$

Фактор баланса используется для оценки отношений между пропорцией видов и их вкладом в таксономическое разнообразие сообщества. Фактор баланса становится большим, если доминантный вид таксономически отличен, а остальные виды – таксономически близки между собой, и наоборот.

Квадратичная энтропия дает простую меру, которая по своим свойствам близка к интуитивному представлению о разнообразии, у нее нет ясной интерпретации с точки зрения теории информации. Как следствие, квадратичную энтропию нельзя просто сравнить с классическими мерами разнообразия, такими как энтропия Шеннона или индекс Симпсона. Чтобы разрешить эту проблему, Ricotta, Avena [11] разработали информационный аналог квадратической энтропии, который называется таксономической энтропией Шеннона. Эта мера связана с вектором относительных вкладов видов в таксономическое разнообразие. Таксономическая энтропия Шеннона вычисляется подобно энтропии Шеннона как негативная сумма произведений доли каждого вида на логарифм его таксономического отличия:

$$H(K, P) = - \sum_{i=1}^s p_i * \log_2 k_i,$$

где s – число видов, p_i – доля i -вида, k_i – таксономическое отличие i -вида. Вектор $K = (k_1, k_2, \dots, k_s)$ вычисляется путем суммирования вдоль строки матрицы расстояний, в результате чего получается вектор $V = (v_1, v_2, \dots, v_s)$, который стандартизируется путем деления каждого элемента на сумму всех элементов матрицы расстояний. Сумма значений таксономического различия равна 1.

Использование таксономической энтропии дает прирост информации в сравнении с применением индекса Шеннона за счет учета таксономических связей между видами. Прирост информации можно количественно оценить как разницу между таксономической энтропией и энтропией Шеннона, либо независимо применяя выражение:

$$H(K // P) = - \sum_{i=1}^s k_i * \log_2 (k_i / p_i).$$

В отличие от фактора баланса, прирост таксономической информации становится больше в случае, если доминантные виды являются более таксономически отличными, а минорные виды являются менее таксономически отличными и наоборот [11]. К сожалению, прирост таксономической информации также становится малым, когда

энтропия Шеннона приобретает особенно большие значения (когда сообщество очень выравненно), делая интерпретацию прироста информации не такой однозначной, как интерпретация фактора баланса.

Необходимо отметить, что для вычисления таксономической энтропии используется таксономическое отличие вида, что является результатом усреднения вдоль строки матрицы расстояний. При этом утрачивается существенная часть информации, которая находится в иерархической таксономической структуре сообщества. Можно предложить следующий способ вычисления энтропии таксономического сходства сообщества:

$$HTD = -\sum_{i,j} (z_{ij} * \log_2 z_{ij}), \text{ где}$$

$$z_{ij} = \frac{1 - w_{ij}}{\sum_{i,j} (1 - w_{ij})}, \quad \sum z_{i,j} = 1.$$

Собственно говоря, если w_{ij} – мера таксономического различия видов i и j , то z_{ij} – мера таксономического сходства двух видов. Предложенная формула вычисления энтропии таксономического сходства сообщества совпадает с энтропией сообщества, чьи элементы полностью не могут быть различены [8]. В работе Lin [11] z_{ij} трактуется как вероятность обнаружить вид i и принять его за вид j . Очевидно, чем выше таксономическое родство видов, тем вероятность ошибки выше. Таким образом, индекс HTD является мерой энтропии матрицы мер таксономического сходства видов сообщества. Этот индекс будет тем выше, чем большее число видов входит в сообщество.

Можно вычислить меру таксономической организации сообщества без учета численности видов:

$$Org = \log_2(N^2 - N) - HTD,$$

где N – число видов в сообществе. Таксономическая энтропия сообщества с учетом численности видов имеет вид:

$$HTD = -\sum_{i,j} (p_i p_j z_{ij} * \log_2 p_i p_j z_{ij}).$$

Мера таксономической организации сообщества с учетом численности видов имеет вид:

$$Org = -\sum_{i,j} (p_i p_j * \log_2 p_i p_j) - HTD.$$

Графическое представление экологической структуры

Экологические особенности видов позволяют установить отношения подобия/различия между ними в экологическом аспекте. Существует широкое разнообразие мер сходства, на основе которых можно получить матрицу мер сходства. Такая матрица используется в кластерном анализе, в результате чего можно получить графическое отображение экологической структуры – дендрограмму (рис. 1). Для построения дендрограмм на рисунке 6 использована матрица, где в качестве меры сходства выбрано манхетенское расстояние, а в качестве процедуры объединения – метод Ворда. Графическое представление экологической структуры весьма наглядно, однако суждения, которые могут быть сделаны на основании дендрограмм, могут быть весьма субъективны. Например, с нашей точки зрения, экологическая структура с четко обособленными группировками характерна для лесного сообщества в тальвеге байрака и отчасти – в нижней трети склона. В верхней трети склонов на лесных и степных участках четкая обособленность группировок не прослеживается, а виды формируют непрерывный экологический ряд. Наглядность представления структуры в виде дендрограмм не всегда дает возможность сделать оценку уровня организационной сложности сообщества. Такая оценка возможна только в крайних, наиболее отчетливых случаях. Поэтому графический подход обладает ценностью только как иллюстративное средство.

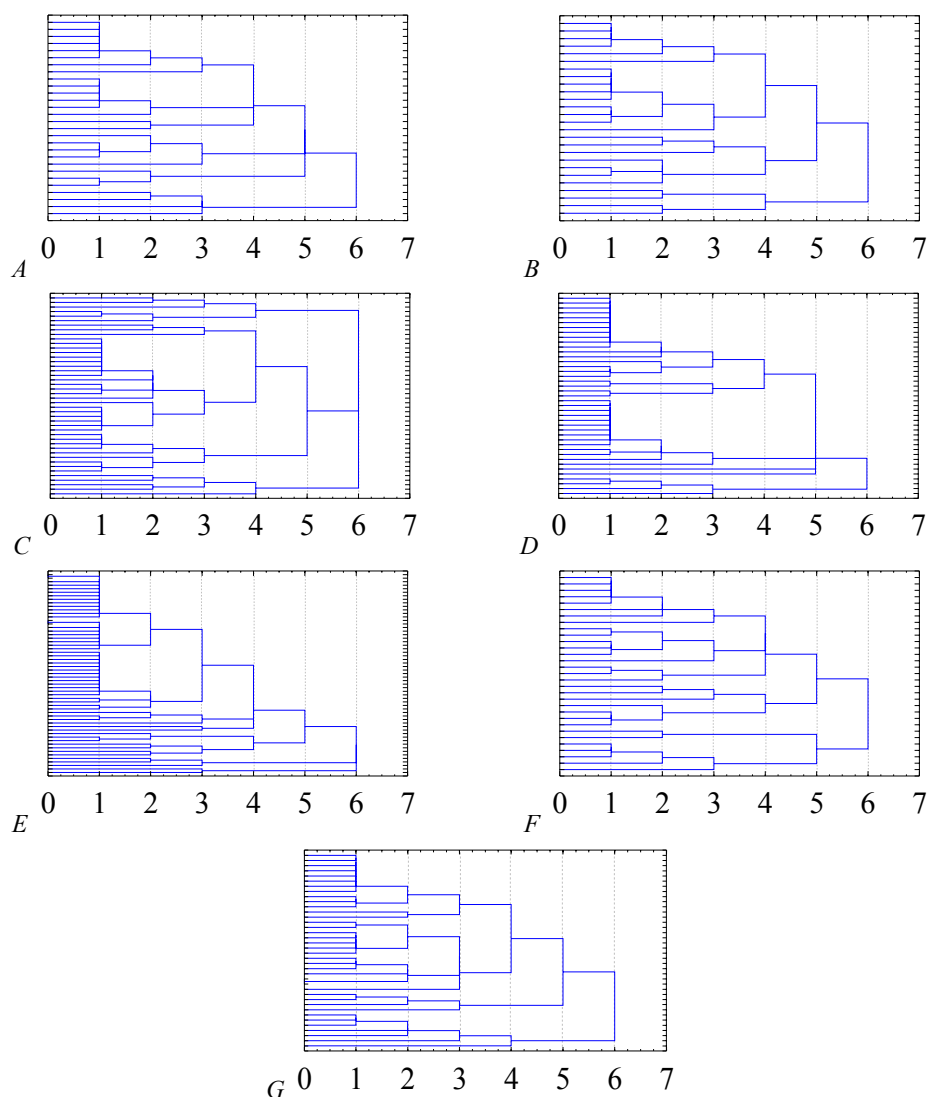


Рис. 1. Экологическая организация сообщества герпетобионтов байрака Яцев Яр:

A – липо-ясеневая дубрава с широколиственным ($D_{ac\ 2-3}$) (северная экспозиция, нижняя треть склона);
B – липо-ясеневая дубрава со звездчаткой ($D_{ac\ 2}$) (северная экспозиция, средняя треть склона);
C – липо-ясеневая дубрава со звездчаткой ($D_{ac\ 1-2}$) (северная экспозиция, верхняя треть склона);
D – бересто-ясеневая дубрава с мятликом лесным ($D_{n\ 2}$) (южная экспозиция, нижняя треть склона);
E – пакленовая дубрава со снытью ($D_{n\ 2}$) (талвег); *F* – степная целинка (F_{1-2}) (южная экспозиция, средняя треть склона); *G* – степная целинка (F_1) (северная экспозиция, верхняя треть склона);
 по оси абсцисс – уровни экологического различия: 6 – уровень ценоморф, 5 – ценотрофоморф, 4 – гигроморф, 3 – трофоморф, 2 – топоморф, 1 – уровень видовых различий

Однако на основании матриц мер сходства, которые используются для построения кластерных дендрограмм, могут быть рассчитаны индексы экологического разнообразия. Между этими индексами и графическими образами существует определенная связь. Каждый индекс отражает только некоторый аспект организационной сложности сообщества и в этом смысле является числовым аналогом графического образа. Вся информация о структуре хранится в дендрограмме, но такая форма не операциональна – в практическом плане ею невозможно воспользоваться. Индексами можно

оперировать (сравнивать между собой или прочими переменными), но они несут только часть информации о структуре сообщества.

Экологическое и таксономическое разнообразие

Отношения подобия/различия между видами могут быть установлены с помощью различных критериев. Оценка разнообразия сообщества в зависимости от выбранного критерия может происходить в экологическом, таксономическом, функциональном и т. д. аспектах. В данной работе обсуждаются экологический и таксономический аспекты разнообразия сообществ почвенных животных. Таксономическая и экологическая структура герпетобионтов байрака Яцев Яр описана в предыдущей статье настоящего сборника.

Для оценки разнообразия сообщества герпетобионтов выбраны следующие индексы: организация сообщества (Org), экологическое (таксономическое) расстояние (DT), его дисперсия (VDT) и асимметрия (SKW) (табл.). Показатели организации сообщества в экологическом и таксономическом аспектах характеризуются наличием максимумов в различных биогеоценозах байрака. Наибольшая таксономическая организация сообщества характерна для двух сообществ, которые занимают маргинальные участки на стыке различных ценотических комплексов. Поэтому лесные моноценотические группировки на склоне байрака северной экспозиции отличаются наименьшей таксономической организацией. Подобная тенденция, но более четко, отражается и в отношении экологической организации. Низкая экологическая организация характерна для лесных моноценозов, более высокий уровень организации – для амфиценозов в тальвеге (лесные и луговые ценотические элементы) и на границе лес/степь на опушках леса. Степные псевдомоноценозы в верхних третях склонов отличаются наибольшей экологической организацией.

Таблица

Экологическое и таксономическое разнообразие сообществ герпетобионтов байрака Яцев Яр

Биогеоценоз	Org _{Eco}	Org _{Tax}	DT _{Eco}	VDT _{Eco}	SKW _{Eco}	DT _{Tax}	VDT _{Tax}	SKW _{Tax}
1	0,22	0,42	0,57	0,21	0,09	0,67	0,24	-0,52
2	0,18	0,35	0,56	0,20	-0,12	0,59	0,27	-0,13
3	0,12	0,35	0,52	0,18	0,01	0,66	0,23	-0,46
4	0,12	0,43	0,52	0,18	-0,05	0,64	0,26	-0,27
5	0,15	0,37	0,50	0,21	0,13	0,60	0,27	-0,10
6	0,15	0,43	0,51	0,20	0,07	0,66	0,26	-0,50
7	0,27	0,34	0,62	0,21	-0,21	0,63	0,25	-0,37

Примечания: 1 – северная экспозиция, верхняя треть, бересто-пакленовая дубрава с ежой; 2 – северная экспозиция, верхняя треть, степная целинка; 3 – северная экспозиция, средняя треть, липо-ясеневая дубрава со звездчаткой; 4 – северная экспозиция, нижняя треть, липо-ясеневая дубрава с широколиственным; 5 – тальвег, пакленовая дубрава со снытью; 6 – южная экспозиция, нижняя треть, бересто-ясеневая дубрава с мятликом лесным; 7 – южная экспозиция, нижняя треть, степная целинка; индекс Eco указывает экологический аспект, индекс Tax – таксономический аспект разнообразия.

Между экологической организацией и экологическим расстоянием существует высокий уровень корреляции ($0,92, p = 0,0033$). Менее жесткая положительная корреляционная связь существует также между этими показателями и в таксономическом аспекте ($0,53, p = 0,22$). Очевидно, по своей природе основой для организации сообщества является его разнообразие. Разнообразие предстает определенными возможностями для взаимодействия внутри сообщества и со средой обитания. Внутризкосистемные взаимосвязи и среда влияют на сообщество, организуя его. Таким образом, организа-

ция есть форма сообщества как результат выбора некоторой экологической и таксономической конфигурации из тех возможностей, которые возникают вследствие разнообразия. Сам выбор по существу является информационным взаимодействием.

Первичный характер разнообразия по отношению к организации существует в контексте некоторого масштабно-иерархического уровня. Количество разнообразия как мера возможностей зависит от свойств организации другой, более объемной системы, например системы байрака в целом, системы ландшафта и т. д. Поэтому индексные меры организации и разнообразия тесно связаны в вычислительном и содержательном смысле. Экологическое (таксономическое) разнообразие для своего полного описания требует ряда индексов, которые отражают отдельные стороны разнообразия как природного феномена. Дисперсия экологического расстояния как дополнительный индекс по свойствам близка к представлению об организации, так как чувствительна к сложности связей в системе. Асимметрия также дополняет индексы разнообразия, но сама указывает на интенсивность внешнего либо внутреннего организующего влияния. Асимметрия, близкая к нулю, характерна для симметричного распределения длин экологических (таксономических) связей, что свойственно, например, нормальному распределению. Сдвиг влево распределения (отрицательная асимметрия) свидетельствует о том, что в сообществе преобладают короткие связи, а меньшинство представителей в сообществе значительно экологически отличается от достаточно экологически однородного большинства. Сдвиг вправо распределения (положительная асимметрия) говорит об увеличении числа группировок, экологически отличных от остальных, т. е. в сообществе чаще встречаются длинные (высокий уровень различия) экологические связи. Наличие экологически однородного ядра либо нескольких таких комплексов в сообществе, безусловно, отражает уровень его организации.

Выводы

Характеристики экологической структуры сообщества дают основу для вычисления индексов экологического и таксономического разнообразия и организации. Разнообразие формирует предпосылки для организационных процессов в сообществе. Факторами, которые определяют организацию сообщества, являются внутрисистемные взаимодействия и влияние внешней среды. В качестве внешних факторов по отношению к герпетобию выступают абиотические факторы, а также воздействие экосистем более высокого иерархического уровня. Условия минерализации почвенного раствора (трофотоп) и влажности (гигротоп) прямо или опосредованно через биогеоценотические связи выступают в качестве фактора, организующего сообщество герпетобионтов.

Библиографические ссылки

1. **Емельянов И. Г.** Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – К., 1999. – 168 с.
2. **Загороднюк И. В.** Оценка таксономического разнообразия фаунистических комплексов / И. В. Загороднюк, И. Г. Емельянов, В. Н. Хоменко // Доповіді НАН України. – 1995. – № 7. – С. 145–148.
3. **Clarke K. R.** A taxonomic distinctness index and its statistical properties / K. R. Clarke, R. M. Warwick // J. Appl. Ecol. – 1998. – Vol. 35. – P. 523–531.
4. **Clarke K. R.** The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. / K. R. Clarke, R. M. Warwick // Ecol. Prog. Ser. – 1999. – Vol. 184. – P. 21–29.
5. **Desrochers R. E.** The use of taxonomic diversity indices in the assessment of perturbed community recovery / R. E. Desrochers, M. Anand // Brebbia C. A. (ed.). Proceedings of the

IV International Conference on Ecosystems and Sustainable Development. – Southampton, UK: WIT Press, 2003. – P. 111–122.

6. **Inter-annual** changes in the biodiversity and community structure of the macrobenthos in Tees Bay and the Tees estuary, UK, associated with local and regional environmental events / R. M. Warwick, C. M. Ashman, A. R. Brown et al. // *Mar. Ecol. Prog. Series.* – 2002. – Vol. 234. – P. 1–13.
7. **Izsak J.** Application of the quadratic entropy indices for diversity studies of drosophilid assemblages / J. Izsak, L. Papp // *Environ. Ecol. Stat.* – 1995. – Vol. 2. – P. 213–224.
8. **Lin S.–K. J.** Molecular diversity assessment: logarithmic relations of information and species diversity and logarithmic relations of entropy and indistinguishability after rejection of Gibbs paradox of entropy of mixing // *Molecules.* – 1996. – N 1. – P. 57–67.
9. **Pielou E. C.** Ecological diversity. – New York: Wiley, 1975. – 420 p.
10. **Rao C. R.** Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach // *Theor. Popul. Biol.* – 1982. – Vol. 21. – P. 24–43.
11. **Ricotta C.** An information-theoretical measure of taxonomic diversity / C. Ricotta, G. C. Avena // *Acta Biotheor.* – 2003. – Vol. 51, N 1. – P. 35–41.
12. **Rogers S. I.** The taxonomic distinctness of coastal bottom-dwelling fish communities of the North-East Atlantic / S. I. Rogers, K. R. Clarke, J. D. Reynolds // *J. Anim. Ecol.* – 1999. – Vol. 68. – P. 769–782.
13. **Shimatani K.** On the measurement of species diversity incorporating species differences // *Oikos.* – 2001. – Vol. 93. – P. 135–147.
14. **Warwick R. M.** New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress / R. M. Warwick, K. R. Clarke // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1995. – Vol. 129. – P. 301–305.
15. **Warwick R. M.** Taxonomic distinctness and environmental assessment / R. M. Warwick, K. R. Clarke // *J. Appl. Ecol.* – 1998. – Vol. 35. – P. 532–543.
16. **Warwick R. M.** Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species / R. M. Warwick, K. R. Clarke // *Oceanography Mar. Biol.* – 2001. – Vol. 39. – P. 207–231.
17. **Warwick R. M.** Death assemblages of molluscs on St Martin's Flats, Isles of Scilly, a surrogate for regional biodiversity? / R. M. Warwick, J. Light // *Biodiversity Conserv.* – 2002. – Vol. 11. – P. 99–112.

Надійшла до редколегії 18.05.2008